Cryptogamie, Mycol. 1988, 9 (3) : 191-200

RECHERCHE ET INTÉRÊT D'ÉLICITEURS FONGIQUES DANS LES INTERACTIONS DE TROIS ESPÈCES VÉGÉTALES AVEC DES CHAMPIGNONS PHYTOPATHOGÈNES DU GENRE *PHYTOPHTHORA*

par Pierre RICCI*, Philippe BONNET*, Michel PONCHET*,
Paul Michel MOLOT** et Maud BRUNETEAU***

RÉSUMÉ – Chez des champignons du genre *Phytophthora*, on a recherché des éliciteurs capables d'induire chez l'œillet, le piment ou le tabac une protection vis-à-vis de *P. parasitica*, *P. capsici* ou *P. nicotianae*, respectivement. On a ainsi identifié une fraction pariétale glycopeptidique active sur œillet, des éliciteurs lipidiques (en particulier, un sphingophospholipide à inositol) protecteurs du piment et des protéines élicitrices chez le tabac. La comparaison des trois systèmes a révélé que les éliciteurs présentent une certaine spécificité selon la plante-cible, en même temps que des modes d'action différents. Chez l'œillet, la protection localisée est liée à l'accumulation de phytoalexines N-benzoylanthraniliques. L'effet des éliciteurs lipidiques chez le piment n'implique pas l'intervention du capsidiol et peut s'étendre à la plante entière. La protection du tabac par des protéines extracellulaires de *Phytophthora* spp. s'accompagne d'une réaction de type hypersensible et paraît caractéristique des espèces incapables de coloniser cette plante.

SUMMARY – In fungi belonging to the genus *Phytophthora*, we have looked for elicitors able to protect carnation, pepper or tobacco against *P. parasitica*, *P. capsici* or *P. nicotianae*, respectively. We have thus identified a cell wall glycopeptidic fraction active on carnation, lipidic elicitors (especially an inositol-containing sphingophospholipid) which protect pepper and proteins with elicitor activity on tobacco. A comparison of the three systems indicated that elicitors are rather plant-specific and diverse in their mode of action. In carnation, local protection depends on the accumulation of N-benzoylanthranilic phytoalexins. Pepper protection by the lipidic elicitors does not involve capsidiol and can be systemic. Extracellular proteins from *Phytophthora* spp., together with protecting tobacco, induce an hypersensitive-like reaction which appears characteristic of the *Phytophthora* species unable to colonize tobacco.

MOTS CLÉS : *Phytophthora, Dianthus caryophyllus, Capsicum annuum, Nicotiana tabacum*, éliciteurs, résistance induite, phytoalexines.

* Station de Botanique et de Pathologie végétale, Villa Thuret, I.N.R.A., B.P. 2078, 06606 Antibes Cedex, France.

** Station de Pathologie végétale, I.N.R.A., B.P. 94, 84140 Monfavet, France.

*** Laboratoire de Biochimie microbienne, Université Claude Bernard - Lyon 1, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

INTRODUCTION

Le concept d'éliciteur de réactions de défense chez les plantes a reçu ses premières vérifications expérimentales dans les années soixante-dix (cf. BRUNETEAU & RICCI, 1988). Ces expériences concernaient des maladies des Légumineuses, en particulier l'interaction entre le soja et *Phytophthora megasperma*, et il se révéla que les motifs actifs impliqués étaient des polysaccharides. On a eu tendance à considérer par la suite qu'il devait en être de même pour tous les éliciteurs en général et que les mêmes molécules, ou des molécules voisines, devaient être actives chez des plantes diverses (DARVILL & ALBERSHEIM, 1984). Pour vérifier la validité de cette conception, il était important d'étendre la recherche d'éliciteurs à d'autres systèmes biologiques.

Nous rapporterons ici un ensemble de travaux dans lesquels nous nous sommes attachés à identifier des éliciteurs provenant de champignons du genre *Phytophthora*, actifs sur trois espèces végétales : l'œillet (*Dianthus caryophyllus* L.), le piment (*Capsicum annuum* L.) et le tabac (*Nicotiana tabacum* L.). Tout en démontrant que les molécules élicitrices sont en réalité de nature chimique différente selon la plante-cible, ces recherches ont éclairé, dans chacun des systèmes étudiés, un aspect particulier des mécanismes de défense mis en jeu. L'intérêt de l'étude des éliciteurs s'en trouve ainsi diversement illustré.

RÉSULTATS

Choix d'un critère commun d'élicitation.

Dans une première étape, il était nécessaire de choisir une définition opératoire de l'activité élicitrice, applicable aux trois systèmes envisagés. Le critère communément retenu est l'induction de phytoalexines (BLOCH & al., 1984), ce qui n'est pas entièrement satisfaisant lorsque ces métabolites résultent de voies de biosynthèse différentes chez les plantes à comparer (STOESSL, 1982). Dans le cas présent, ce seul critère ne pouvait convenir. En effet, si l'infection du piment par *Phytophthora capsici* s'accompagne d'une accumulation de capsidiol, cette phytoalexine ne joue pas un rôle essentiel dans la résistance au champignon (MOLOT & al., 1981). Il en est de même chez le tabac (où le capsidiol et d'autres sesquiterpènes antifongiques ont été signalés) vis-à-vis de *P. nicotianae* (BUDDE & HELGESON, 1981).

Pour les besoins de notre étude, nous avons donc considéré qu'une molécule avait une activité élicitrice chez une plante lorsqu'elle était capable de la protéger contre une inoculation ultérieure par une espèce de *Phytophthora* pathogène pour cette plante. Un protocole expérimental d'appréciation du pouvoir éliciteur a été défini pour chaque interaction. Le principe en est toujours le même : la molécule ou la fraction à tester est appliquée en solution ou en suspension dans l'eau sur un organe blessé. Pour l'œillet, il s'agit de boutures non encore enracinées et fraîchement recoupées dont la base trempe dans la préparation élicitrice; pour le piment, de cotylédons détachés en survie, flottant sur

l'eau, qui reçoivent une goutte de 25 µl de préparation au centre du limbe; dans le cas du tabac, une goutte de 20 µl est apportée sur la tige, fraîchement décapitée, d'un plant de 2 à 3 mois. Un jour plus tard (2 jours dans le cas du tabac), on apporte au même site un inoculum calibré d'un isolat agressif. On observe ensuite les symptômes révélateurs d'une invasion de l'organe par le champignon, en comparaison avec des plantes témoins inoculées après apport d'eau stérile au lieu et place de l'éliciteur.

En considérant de la sorte des «éliciteurs de protection», nous étions assurés d'impliquer des mécanismes de défense efficaces et nous évitions toute hypothèse *a priori* sur la nature de ces mécanismes. Comme nous le verrons plus loin, c'est en utilisant une fraction inductrice de protection que nous avons pu, à l'inverse, démontrer l'existence et l'importance de phytoalexines chez l'œillet.

Diversité chimique des motifs éliciteurs.

Dans les cultures d'œillet, les boutures récemment plantées sont parfois détruites par *P. parasitica* qui provoque une pourriture du collet. Nous avons montré qu'on peut étudier ce système, de façon simplifiée, sur des boutures non encore enracinées (RICCI, 1986). En traitant à l'eau chaude, selon AYERS & al. (1976), des parois purifiées de *P. parasitica*, nous avons obtenu un extrait pariétal hydrosoluble (EP) qui, dans le test précédemment décrit, assure une protection complète de ces boutures à partir d'une concentration de l'ordre de 20 à 100 µg/ml. Nous avons d'abord recherché les motifs responsables de cette activité parmi les polysaccharides neutres contenus dans l'extrait pariétal (EP), par analogie avec les résultats publiés chez le soja (AYERS & al., 1976) et le haricot (ANDERSON, 1978). Des chromatographies d'échange d'ions, d'affinité et d'exclusion ont abouti à la séparation de trois catégories de β1-3 D glucanes différant par leur masse moléculaire et leur degré de ramification en 1-6 (FABRE & al., 1984). Appliqués à l'œillet, ils se sont montrés trop peu éliciteurs pour pouvoir rendre compte de l'activité de EP (FABRE & al., 1986). Dans un autre domaine cependant, ces glucanes ont révélé une activité antitumorale intéressante (BRUNETEAU & al., 1988).

Dans les différents types de fractionnement de EP que nous avons utilisés, le pouvoir éliciteur sur œillet a toujours été associé à des fractions glycopeptidiques riches en mannose (résult. non publ.). Cette activité est d'ailleurs sensible non seulement à l'oxydation périodique (d'où l'implication d'un motif polysaccharidique), mais aussi à l'action de la pronase, ce qui indique qu'une partie protéique est indispensable (FABRE & al., 1986).

Considérons maintenant le cas du piment qui est également sujet à une pourriture des racines et du collet, due cette fois à *P. capsici*. Une activité élicitrice de protection (dans le test sur cotylédons en survie) a été trouvée chez l'agent pathogène, dans un extrait mycélien d'une part, dans des filtrats de culture d'autre part (MOLOT & al., 1980). Dans le premier cas, le motif actif a pu être isolé et caractérisé (LHOMME & al., 1986) : il s'agit d'un sphingophospholipide à inositol dont la structure exacte vient d'être élucidée (LHOMME, com. pers.). Dans le second cas, il a été démontré que l'activité était liée,

là aussi, à une fraction lipidique. Ce résultat n'est pas sans rappeler le rôle de certains acides gras insaturés dans l'élicitation chez la pomme de terre (cf. BRUNETEAU & RICCI, 1988). Pour autant, il ne faudrait pas généraliser à toutes les Solanacées : ce n'est pas à des lipides qu'a abouti la recherche d'éliciteurs actifs chez le tabac.

La maladie du «black shank» du tabac correspond à un envahissement du collet et de la base de la tige par *P. nicotianae*. Le prétraitement de tiges de tabac décapités avec des filtrats de culture d'autres *Phytophthora*, non parasites du tabac (xénoparasites), les protège contre une inoculation ultérieure par *P. nicotianae* (BONNET & al., 1986). A partir de l'espèce xénoparasite *P. cryptogea*, la molécule élicitrice a été complétement purifiée : il s'agit d'une protéine de masse moléculaire proche de 10000 d (BONNET & al., 1985) que nous avons appelée cryptogéine. Des résultats très récents indiquent que l'effet protecteur sur tabac observé avec le filtrat de culture de *P. capsici* est également lié à une protéine de masse moléculaire voisine. Ni phosphore, ni sucre n'ont été détectés dans ces éliciteurs purifiés (BILLARD & al., 1988).

Ayant ainsi étudié chaque système séparément, nous avons ensuite comparé l'activité des différents éliciteurs sur les trois plantes-hôtes (RICCI & al., 1986). Comme on peut le voir sur le tableau I, il n'y [redacted] qu'un cas d'élicitation croisée : la cryptogéine, active sur le tabac, a aussi un effet protecteur chez le piment. En revanche, les β-glucanes extraits de la paroi de *P. parasitica* n'ont aucune

Espèce fongique	Source	Nature de la fraction	Activité protectrice sur :		
			Oeillet	Tabac	Piment
P. parasitica	paroi	β-glucanes	ε	0	0
"	"	glycopeptides	++	0	0
P. capsici	mycélium	phospholipide	0	0	++
"	filtrat de culture	lipoconjugués	0	0	+
"	"	glycopeptides	ε	++	[redacted]
P. cryptogea	filtrat	protéine (cryptogéine)	ε	++	++

Tableau I — Induction de protection de trois espèces végétales vis-à-vis de l'infection par des *Phytophthora* par application de fractions élicitrices extraites de *Phytophthora* spp. (d'après RICCI & al., 1986).

Table I — Induction of protection in three plant species against infection by *Phytophthora* with elicitor fractions extracted from *Phytophthora* spp. (from RICCI & al., 1986).

action et la fraction glycopeptidique qui élicite les phytoalexines de l'œillet ne protège ni le piment, ni le tabac. De même, les polysaccharides et glycoconjugués extraits du mycélium de *P. capsici* ont très peu d'action sur le piment. Enfin, des trois plantes envisagées, seul le piment réagit à des composés lipidiques. En effet, dans la préparation extracellulaire de *P. capsici* signalée antérieurement comme élicitrice à la fois sur piment et tabac (RICCI & al., 1986), un fractionnement ultérieur a permis de séparer une fraction lipidique active seulement sur piment et une fraction glycopeptidique élicitrice de protection chez le tabac (résult. non publ.).

Comme on ne dispose habituellement, pour les essais d'élicitation, que d'extraits fongiques bruts contenant ces différents types de molécules, l'opinion s'est répandue que les éliciteurs ont une activité universelle. Nos expériences, conduites avec des molécules pures ou des extraits purifiés, montrent au contraire que chaque espèce végétale reconnaît des motifs particuliers comme signaux déclenchant ses mécanismes actifs de défense.

Protection et production de phytoalexines chez l'œillet.

Les boutures d'œillet trempées dans l'extrait éliciteur EP à concentration suffisante se comportent comme totalement résistantes à une inoculation par *P. parasitica* pratiquée après 16 à 24 heures de traitement. Ces boutures ne développent aucun symptôme d'invasion et, tant par réisolement à partir de coupes transversales que par observation histologique, il n'est pas possible de mettre en évidence le parasite à l'intérieur des tissus, alors même que l'éliciteur EP est dépourvu d'effet direct sur les zoospores ou le mycélium du champignon (RICCI, 1986).

L'analyse des tissus de la base des boutures ayant été en contact avec l'éliciteur a révélé l'accumulation de molécules nouvelles. Les deux composés majoritaires (Fig. 1), baptisés dianthalexine (BOUILLANT & al., 1983) et méthoxydianthramide S (précédemment, dianthramide A : PONCHET & al., 1984), peuvent être considérés comme résultant de la formation d'une liaison amide entre un dérivé de l'acide anthranilique et un dérivé de l'acide benzoïque. Ces

Figure 1 — Structure des deux principales phytoalexines de l'œillet : la dianthalexine (a) et la méthoxydianthramide S (b) (d'après BOUILLANT & al., 1983; PONCHET & al., 1984, 1988a).

Figure 1 — Structure of the two main phytoalexins of carnation : dianthalexin (a) and methoxydianthramide S (b) (from BOUILLANT & al., 1983; PONCHET & al., 1984, 1988a).

deux composés sont, en fait, les représentants prépondérants d'une famille de dérivés N-benzoyl- (ou N-cinnamoyl-) anthraniliques particuliers aux Caryophyllacées (PONCHET & al., 1988a).

La plupart de ces molécules ont été synthétisées chimiquement (HAUTEVILLE & al., 1988), ce qui a facilité l'étude de leur activité antifongique. Elles interfèrent avec la croissance mycélienne de *P. parasitica*; elles sont particulièrement efficaces sur les zoospores, dont elles provoquent la lyse ou dont elles inhibent la germination à partir d'une concentration de l'ordre de 10 µg/ml (RICCI, 1986).

Ces molécules antifongiques s'accumulent également au cours de l'interaction entre la plante et le champignon vivant (RICCI, 1986); elles présentent donc tous les caractères de phytoalexines (PAXTON, 1981). Nous avons vérifié par ailleurs que, après application d'éliciteur et quelles que soient les conditions du traitement, il existe une corrélation entre le taux de boutures protégées et la quantité de phytoalexines accumulées (RICCI, 1986). Il apparaît ainsi que la production de phytoalexines constitue, concurremment avec la protection, une mesure fiable de la réponse de l'œillet à l'élicitation.

Dans ce cas précis, la recherche d'un éliciteur a donc contribué à révéler des phytoalexines de nature chimique nouvelle. Comme leur activité antifongique ne se limite pas aux *Phytophthora* (PONCHET & al., 1988b), c'est un mécanisme de défense de portée sans doute assez générale qui a été ainsi mis en évidence chez l'œillet.

Elicitation et protection systémique chez le piment.

Le sphingophospholipide qui protège le piment constitue, avec l'heptaglucoside éliciteur de glycéolline chez le soja et les acides arachidonique et eicosapentaènoïque actifs sur pomme de terre, l'un des rares motifs éliciteurs complètement caractérisés (BRUNETEAU & RICCI, 1988). Son mode d'action demeure en revanche mystérieux.

L'utilisation de préparations purifiées a permis en tout cas d'établir que la protection du piment par les éliciteurs lipidiques mycélien ou extracellulaire n'implique pas le capsidiol. Cette phytoalexine ne s'accumule qu'après inoculation et n'est pas plus abondante dans les tissus protégés que dans les tissus non élicités (MOLOT & al., 1985).

Un autre aspect remarquable de leur action est son caractère systémique sur plantule entière. Lorsqu'un cotylédon non détaché, mais dont l'extrémité a été excisée, est trempé dans une préparation du phospholipide mycélien, on constate que le feuillage de la jeune plante est partiellement protégé vis-à-vis d'une pulvérisation ultérieure de zoospores de *P. capsici*. Les mêmes plantules de piment, ainsi traitées par l'éliciteur, produisent des exsudats racinaires qui ont une activité dépressive sur la sporocystogénèse du parasite (MOLOT & al., 1987). On ignore pour l'instant si ces effets résultent d'une migration de l'éliciteur lui-même ou s'il y a propagation d'un signal endogène dans la plante.

Elicitation et spécificité parasitaire chez le tabac.

La protection du tabac par les filtrats de culture des *Phytophthora* xénoparasites présente un caractère singulier : elle s'accompagne de manifestations nécrotiques foliaires, plus ou moins intenses, à distance du point d'application de l'éliciteur. Les mêmes nécroses s'observent lorsque le tabac est inoculé par ces *Phytophthora* (BONNET, 1985). L'obtention de cryptogéine purifiée a permis de démontrer que nécroses foliaires et protection sont provoquées par la même molécule élicitrice; il y a simultanément production de protéines b (BONNET, 1988). L'association de ces diverses manifestations rappelle le faciès classique de la réaction d'hypersensibilité, telle qu'elle s'observe dans l'interaction entre *Nicotiana tabacum* et le Virus de la Mosaïque du Tabac, et ses répercussions sur la résistance à *P. nicotianae* (Mc INTYRE & DODDS, 1979). Les protéines du type cryptogéine sont peut-être à considérer comme des éliciteurs d'hypersensibilité.

Par ailleurs, les seuls filtrats de culture auxquels il n'a pas été trouvé d'activité nécrosante et protectrice proviennent d'isolats du parasite : *P. nicotianae* (BONNET, 1985). Il est donc permis de se demander si un facteur important du pouvoir pathogène spécifique de l'agent du «black shank» à l'égard du tabac ne serait pas une absence ou une réduction de la production d'éliciteurs. En évitant d'être reconnu par le végétal, le parasite échapperait à un déclenchement précoce des mécanismes de défense. Cette hypothèse correspond précisément au modèle «éliciteur-récepteur» proposé par KEEN (1982) pour expliquer la spécificité parasitaire.

Pour tenter de vérifier cette hypothèse, une situation favorable se présente : la comparaison entre *P. nicotianae* et *P. parasitica.* Il s'agit en effet d'espèces très proches; pour certains auteurs, la première ne serait même qu'une «forme spéciale» de la seconde, inféodée au tabac (ERWIN, 1982). S'il se confirmait en tout cas qu'elles sont interfertiles, il serait possible de vérifier génétiquement la corrélation inverse qui semble exister entre production d'éliciteur protéique et pouvoir pathogène à l'égard du tabac.

CONCLUSION

Il ressort de cette étude que le concept d'éliciteur recouvre une réalité tout aussi diversifiée que celui, par exemple, de phytoalexine. Les molécules à activité protectrice diffèrent par leur nature chimique, leur localisation chez le parasite (pariétale ou extra-cellulaire) et leur mode d'action sur la plante (locale ou systémique, *via* les phytoalexines ou d'autres réactions cellulaires).

Cette diversité ne reflète pas seulement celle des agents pathogènes, mais au moins autant celle des plantes-cibles. Chaque espèce végétale semble avoir, en amont de ses dispositifs de défense, un système de reconnaissance des signaux d'alerte (un mode de perception du «non-soi») qui lui est propre.

Il est probable également que, selon le critère retenu pour définir l'élicitation, on découvre des aspects quelque peu différents de ce système de reconnais-

sance. Le critère de l'induction de protection, s'il n'est pas le plus commode sur le plan opératoire, est sans doute le plus significatif pour le Phytopathologiste.

Enfin, il n'est pas impossible que des parasites aient acquis une aptitude à échapper à la reconnaissance par une plante donnée et que ce mécanisme puisse expliquer certains aspects de la spécialisation parasitaire.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON A., 1978 — Isolation from three species of *Colletotrichum* of glucan-containing polysaccharides that elicit browning and phytoalexin production in bean. *Phytopathology* 68 : 189-194.

AYERS A.R., EBEL J., VALENT B. and ALBERSHEIM P., 1976 — Host-pathogen interactions. X. Fractionation and biological activity of an elicitor isolated from the mycelial walls of *Phytophthora megasperma* var. *sojae*. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 57 : 760-765.

BILLARD V., BRUNETEAU M., BONNET Ph., RICCI P., PERNOLLET J.C., HUET J.C., VERGNE A., RICHARD C. and MICHEL G., 1988 — Chromatographic purification and characterization of elicitors of necrosis on tobacco produced by incompatible *Phytophthora* species. *J. Chromatogr.* 44 : 87-94.

BLOCH C.B., DE WIT P.D.G.M. and KUC J., 1984 — Elicitation of phytoalexins by arachidonic and eicospentaenoic acids : a host survey. *Physiol. Pl. Pathol.* 25 : 199-208.

BONNET Ph., 1985 — Réactions différentielles du tabac à 9 espèces de *Phytophthora*. *Agronomie* 5 : 801-808.

BONNET Ph., POUPET A.et BRUNETEAU M., 1985 — Toxicité vis-à-vis du tabac des fractions purifiées d'un filtrat de culture de *Phytophthora cryptogea* Pethyb. Laff. *Agronomie* 5 : 275-282.

BONNET Ph., POUPET A., ABAD P., VENARD P. et CARDIN L., 1986 — Induction de nécroses foliaires, de protéines b et de résistance dans les interactions tabac-*Phytophthora*. *Agronomie* 6 : 829-837.

BONNET Ph., 1988 — Purification de divers filtrats de culture de *Phytophthora* et activités biologiques sur le tabac des différentes fractions. *Agronomie* 8 : 347-350.

BOUILLANT M.L., FAVRE-BONVIN J. et RICCI P., 1983 — Dianthalexine, nouvelle phytoalexine de type benzoxazinone isolée de l'œillet *Dianthus caryophyllus* L. (Caryophyllacées). *Tetrahedron Lett.* 24 : 51-52.

BRUNETEAU M. et RICCI P., 1988 — Eliciteurs et résistance induite. *Cryptogamie, Mycol.* 9 : 173-189.

BRUNETEAU M., FABRE I., PERRET J., MICHEL G., RICCI P., JOSELEAU J.P., KRAUS J., SCHNEIDER M., BLASCHEK W. and FRANZ G., 1988 — Antitumor active β-D-glucans from *Phytophthora parasitica*. *Carbohyd. Res.* 175 : 137-143.

BUDDE A.D. and HELGESON J.P., 1981 — Chronology of phytoalexin production and histological changes in tobacco callus infected with *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae*. *Phytopathology* 71 : 864.

DARVILL A.G. and ALBERSHEIM P., 1984 — Phytoalexins and their elicitors - A defense against microbial infection in plants. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 35 : 243-275.

ERWIN D.C., 1982 — Variability within and among species of *Phytophthora*. *In* : ERWIN

& al., *Phytophthora, its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, American Phytopathological Society : 149-165.

FABRE I., BRUNETEAU M., RICCI P. et MICHEL G., 1984 — Isolement et étude structurale de glucanes de *Phytophthora parasitica*. *Eur. J. Biochem.* 142 : 99-103.

FABRE I., BRUNETEAU M., RICCI P. et MICHEL G., 1986 — Isolement, composition et activité élicitrice chez l'œillet de fractions extraites de la paroi de *Phytophthora parasitica* Dastur. *Agronomie* 6 : 35-45.

HAUTEVILLE M., PONCHET M., RICCI P. et FAVRE-BONVIN J., 1988 — Nouvelle synthèse de la dianthalexine (phytoalexine). Préparation d'analogues. *J. Heterocyclic Compounds* (sous presse).

KEEN N.T., 1982 — Specific recognition in gene-for-gene host-parasite systems. *Advances Pl. Pathol.* 1 : 35-82.

LHOMME O., FABRE I., MAS P., BRUNETEAU M., MOLOT P.M., STARON T. et MICHEL G., 1986 — Mise en évidence et activité biologique chez *Capsicum annuum* (piment) d'un inducteur de résistance isolé du mycélium de *P. capsici* (mildiou). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, Sér. III, 302 : 471-473.

McINTYRE J.L. and DODDS J.A., 1979 — Induction of localized and systemic protection against *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* by tobacco mosaic virus infection of tobacco hypersensitive to the virus. *Physiol. Pl. Pathol.* 15 : 321-330.

MOLOT P.M., STARON T. et MAS P., 1980 — La résistance du piment à *Phytophthora capsici*. VIII. Induction de résistance et de capsidiol chez *Capsicum annuum* avec des fractions obtenues à partir des filtrats de culture et du mycélium de *Phytophthora capsici*. *Ann. Phytopathol.* 12 : 379-387.

MOLOT P.M., MAS P., CONUS M., FERRIERE H. and RICCI P., 1981 — Relations between capsidiol concentration, speed of fungal invasion and level of induced resistance in cultivars of pepper (*Capsicum annuum*) susceptible or resistant to *Phytophthora capsici*. *Physiol. Pl. Pathol.* 18 : 379-389.

MOLOT P.M., POCHARD E. et MAS P., 1985 — Le capsidiol conditionne-t-il la résistance du piment à *Phytophthora capsici* ? *Phytopathol. Medit.* 24 : 249-254.

MOLOT P.M., MAS P., BURGERJON-GLANDARD A., DENIZOT Y., STARON T., LHOMME O. et LEMAIRE J.M., 1987 — Essais préliminaire d'application d'éliciteurs fongiques sur diverses plantes. (1er Congr. Soc. Franç. Phytopathol.). *Ann. Agric. Rennes* (sous presse).

PAXTON J.D., 1981 — Phytoalexins. A working redifinition. *Phytopathol. Z.* 101 : 106-109.

PONCHET M., MARTIN-TANGUY J., MARAIS A. and POUPET A., 1984 — Dianthramides A and B : two N-benzoylanthranilic acid derivatives from elicited tissues of *Dianthus caryophyllus*. *Phytochemistry* 23 : 1901-1903.

PONCHET M., FAVRE-BONVIN J., HAUTEVILLE M. and RICCI P., 1988a — Dianthramides (N-benzoyl and N-paracoumarylanthranilic acid derivatives) from elicited tissues of *Dianthus caryophyllus* L. *Phytochemistry* 27 : 725-730.

PONCHET M., RICCI P., HAUTEVILLE M. et AUGE G., 1988b — Activité antifongique *in vitro* de la dianthramide A. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, Sér. III, 306 : 173-178.

RICCI P., 1986 — Étude des relations hôte - parasite dans l'interaction compatible entre *Dianthus caryophyllus* L. et *Phytophthora parasitica* Dastur. Nature et intervention d'un mécanisme de défense élicitable. Thèse Doctorat d'État, Paris-Sud.

RICCI P., BONNET Ph., ABAD P., MOLOT P.M., MAS P., BRUNETEAU M., FABRE I.,

LHOMME O. and MICHEL G., 1986 – Differential elicitation activities of fractions from *Phytophthora* spp. on several host-plants. *In* : BAILEY J.A., *Biology and Molecular Biology of Plant Pathogen Interactions*. Berlin, Springer-Verlag : 191-196.

STOESSL A., 1982 – Biosynthesis of phytoalexins. *In* : BAILEY J.A. et MANSFIELD J.W., *Phytoalexins*. New York, J. Wiley & Sons : 133-180.